

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597-169:597.553.2(28)

### ПРИМЕР АНТРОПОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ В ЭКОСИСТЕМЕ ВЕРХНЕТУЛОМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (БАССЕЙН Р. ТУЛОМЫ, КОЛЬСКИЙ РЕГИОН)

© В. К. Митенев,<sup>1</sup> Б. С. Шульман,<sup>2</sup> А. Б. Карасев,<sup>1</sup> С. В. Пономарев<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Полярный НИИ морского рыбного хозяйства  
и океанографии им. Н. М. Книповича  
ул. Книповича, 6, Мурманск, 183763  
E-mail: paralab@pinro.ru

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034  
E-mail: shulman\_vermes@zin.ru  
Поступила 15.05.2008

Разрушение исходных биоценозов в экосистеме Верхнетуломского водохранилища обусловило глубокие сукцессионные процессы. В результате выпадения из биоценоза водохранилища амфиподной группы бентоса произошло замещение трофических звеньев у рыб. Бентофаги перешли на питание зоопланктоном и тем самым оказались составной частью рациона хищников. Изменилась структура паразитарных систем. Исчезли паразиты, промежуточными хозяевами которых служили бокоплавы, и, напротив, увеличилась численность паразитов, приобретаемых рыбой при питании зоопланктоном. Из них *Triaenophorus crassus* Forel стал причиной возникновения стабильного очага триэнофороза.

**Ключевые слова:** утрата амфипод, трофические сукцессии, паразитарные системы, *Triaenophorus crassus*, триэнофороз.

Одним из антропогенных факторов, оказывающих негативное влияние на водные экосистемы, является зарегулирование стока рек и создание водохранилищ. Ярким примером служат глубокие биоценотические изменения, произошедшие в экосистеме созданного в недалеком прошлом Верхнетуломского водохранилища (ВТВ). По результатам паразитологических исследований рыб установлены значительные преобразования в структуре паразитарных систем, что обусловило возникновение в водоеме интенсивного очага триэнофороза сиговых рыб (Митенев, Шульман, 1991).

К настоящему времени накоплен большой материал по паразитологической обстановке в бассейне р. Туломы. Обобщение его позволит раскрыть некоторые особенности антропогенной сукцессии в экосистеме ВТВ и становление паразитарных систем в условиях Кольского Заполярья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Из-за отсутствия паразитологических данных исходного водоема до создания ВТВ для сравнительного анализа использованы паразитологические материалы от рыб оз. Печозеро, не попавшего в зону затопления. Ежегодные сборы материала по зараженности сига плероцеркоидами *Triaenophorus crassus* Forel, нематодой *Cystidicola farionis* Fisher и щуки цестодой *T. crassus* проводились с 1984 по 2006 г. За этот период в ВТВ и оз. Печозеро вскрыто сига 917 и 1629 экз., щуки 762 и 871 экз. соответственно. Применен традиционный метод паразитологического исследования рыб (Быховская-Павловская, 1985). В таблицах приведены данные по экстенсивности инвазии рыб с указанием доверительного интервала встречаемости для уровня значимости 0.05 (Ройтман, Лобанов, 1985) и индексу обилия (Бреев, 1972).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Зарегулирование стока озерно-речной части бассейна Туломы и создание водохранилища (1963—1965 гг.) с высоким подъемом уровня воды обусловило глубокие изменения в биоценозе нового водоема. Из-за создавшегося дефицита кислорода на больших глубинах (Уланенков, 1985) подверглись депрессии оксифильные компоненты биоценоза. В водохранилище не обнаружена амфиподная группа бентоса (Мельянцева, 1985). Среди беспозвоночных гидробионтов основную массу составляют олигохеты, личинки хирономид и других насекомых, зоопланктон. В результате нарушились эколого-трофические связи. У бентофагов пищевой спектр сузился до олигохет, личинок и взрослых насекомых. Значительную роль в питании рыб стал играть зоопланктон. Планктофаги в свою очередь стали основными объектами питания для хищников. Такая перестройка эколого-трофических связей в ВТВ обусловила дестабилизацию паразитарных систем. Одни виды паразитов рыб подверглись депрессии и выпали из биоценоза водоема. Другие, напротив, успешно процветают. Так, спустя несколько лет после создания ВТВ проведенные в нем и незарегулированном оз. Печозеро паразитологические исследования показали значительные различия в зараженности рыб главным образом паразитами, промежуточными хозяевами которых служат амфиподы и зоопланктон. У рыб в ВТВ не были обнаружены *Cyathocephalus truncatus* (Pallas), *Cystidicola farionis*, *Pseudoechinorhynchus borealis* (Linstow), *Metechinorhynchus salmonis* Müller, что подтверждает отсутствие в водохранилище промежуточных хозяев этих паразитов — амфипод. Все эти виды известны у рыб оз. Печозеро. Из них *C. farionis* здесь является стабильным паразитом сига. Напротив, в отличие от Печозера, где редкими являются *Triaenophorus crassus* и *Proteocephalus exiguus* La Rue, промежуточными хозяевами которых служат веслоногие рачки, эти паразиты в изобилии отмечены у сига в ВТВ (Митенев, Шульман, 1976, 1991; Шульман, 1979). Из них *T. crassus* сыграл значительную негативную роль в экосистеме ВТВ. Этот вид, характерный для северных районов, в естественных водоемах Мурманской обл. встречается относительно редко и в незначительных количествах (Митенев, 1993, 2002). Од-

Таблица 1

Зараженность сига плероцеркоидами *Triaenophorus crassus*  
в бассейне Туломы по годам

Table 1. Infestation of the white-fish with *Triaenophorus crassus* plerocercoids  
in the Tuloma river basin in different years

Годы	Верхнетуломское водохранилище				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1984	86 (56)*	65.1 (55.3—75.7)**	1	15	1.5
1985	56 (32)	57.1 (44.7—71.0)	1	5	1.2
1986					
1987	69 (40)	58.0 (45.2—68.7)	1	5	1.0
1988	56 (29)	51.2 (39.3—65.9)	1	5	0.9
1989	62 (36)	58.1 (47.2—72.2)	1	8	1.6
1990	48 (19)	40.0 (26.1—53.9)	1	4	0.4
1991	61 (29)	47.5 (35.6—61.1)	1	4	0.7
1992	15 (6)	40.0 (17.1—65.5)	1	2	0.53
1993	26 (18)	69.2 (50.1—85.4)	1	4	1.15
1994	18 (8)	44.4 (22.5—67.6)	1	3	0.8
1995	26 (14)	53.8 (34.5—72.6)	1	4	0.8
1996	28 (12)	42.8 (25.1—61.6)	1	4	1.03
1997					
1998	26 (22)	84.6 (68.2—95.8)	1	4	1.5
1999	17 (8)	47.0 (24.1—70.7)	1	3	0.8
2000	43 (16)	37.2 (23.3—52.3)	1	4	0.62
2001	50 (29)	58 (43.9—71.5)	1	3	0.88
2002	45 (20)	44.4 (30.1—59.3)	1	3	0.69
2003	47 (23)	48.9 (34.6—63.4)	1	3	0.74
2004	49 (17)	34.7 (21.9—48.7)	1	2	0.45
2005	52 (18)	34.6 (23.2—50.0)	1	4	0.5
2006	37 (16)	43.2 (27.6—59.6)	1	3	0.51

Таблица 1 (продолжение)

Годы	оз. Печозеро (р. Печа)				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1984	12 1(1)	0.8 (0.0—3.3)	1	1	0.1
1985	42 (0)	0 (0.0—6.9)	0	0	0
1986	53 (0)	0 (0.0—5.3)	0	0	0
1987	79 (2)	2.5 (0.2—7.1)	1	1	0.02
1988	64 (1)	1.6 (0.0—6.0)	1	1	0.015
1989	106 (1)	0.9 (0.0—2.7)	1	1	0.01
1990	77 (0)	0 (0.0—3.7)	0	0	0
1991	80 (1)	1.3 (0.0—4.9)	1	1	0.1

Таблица 1 (продолжение)

Годы	оз. Печозеро (р. Печа)				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1992	63 (2)	3.1 (0.3—8.8)	1	1	0.03
1993	97 (2)	2.06 (0.3—6.0)	1	1	0.02
1994	67 (2)	3.0 (0.3—8.8)	1	1	0.03
1995	99 (2)	2.02 (0.2—5.7)	1	1	0.02
1996	87 (2)	2.3 (0.2—6.7)	1	1	0.02
1997	72 (1)	1.4 (0.0—5.6)	1	1	0.02
1998	66 (1)	1.5 (0.0—6.0)	1	1	0.015
1999	88 (2)	2.2 (0.2—6.4)	1	1	0.02
2000	42 (1)	2.4 (0.0—9.3)	1	1	0.02
2001	87 (1)	1.2 (0.0—4.6)	1	1	0.01
2002	60 (0)	0 (0.0—4.9)	0	0	0
2003	50 (1)	2.01 (0.0—7.8)	1	1	0.02
2004	50 (0)	0 (0.0—5.8)	0	0	0
2005	43 (0)	0.0 (0.0—6.7)	0	0	0
2006	36 (0)	0 (0.0—7.8)	1	1	0.02

Примечание. Здесь и далее: \* — перед скобками количество вскрытых рыб и % инвазии,  
 \*\* — в скобках количество зараженных рыб и доверительный интервал.

нако проявление сукцессии в биоценозе ВТВ обусловило «сближение» здесь основных эколого-трофических звеньев (копеподная группа зоопланктона, сиговые рыбы, щука), участвующих в жизненном цикле цестоды *T. crassus*. Это создало благоприятные условия для увеличения численности популяции данного паразита и возникновения очага триэнцефалоза. В первой половине 1970-х годов зараженность мышечной ткани сига плероцеркоидами *T. crassus* достигала 87.5 % (Шульман, 1979). Спустя 20 лет после зарегулирования стока верхнего участка Туломы очаг триэнцефалоза в созданном водохранилище с незначительной тенденцией к понижению сохранился (Митенев, Шульман, 1991). Такое пролонгирование триэнцефалоза в ВТВ предопределило необходимость мониторингирования динамики этого заболевания и сравнения экологических характеристик систем «паразит—хозяин» в зарегулированном и естественном водоемах.

По многолетним наблюдениям установлено, что в бассейне Туломы сохраняется значительное различие встречаемости *T. crassus* в ВТВ и оз. Печозеро. Так, зараженность сига плероцеркоидами *T. crassus* в водохранилище, хотя и снизилось по сравнению с 1970-ми годами, однако находится на относительно высоком уровне (табл. 1). Инвазия сига этим паразитом постепенно снижалась до 1993 г. Однако в 1993 и 1998 гг. вновь наблюдается пик подъема экстенсивности (69.2—84.6 %) и интенсивности (индекс обилия 1.15—1.5) заражения сига плероцеркоидами *T. crassus*. Вместе с тем инвазия сига этим паразитом в оз. Печозеро на протяжении 23-летних наблюдений сохранялась на весьма низком уровне (табл. 1). Более того проведенные в 2002 г. паразитологические исследования сига в неподвергну-

Таблица 2

Зараженность щуки *Trienophorus crassus* в бассейне р. Туломы по годамTable 2. Infestation of the pike with *Trienophorus crassus* in the Tuloma river basin in different years

Годы	Верхнетуломское водохранилище				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1984	48 (46)	95.8 (88.2—99.6)	2	122	21.4
1985	80 (72)	90.0 (82.4—95.7)	1	63	13.5
1986	18 (13)	72.2 (49.5—90.1)	1	30	8.1
1987	50 (36)	72.0 (58.6—83.7)	1	35	10.5
1988	51 (50)	98.0 (92.2—100.0)	1	150	26.2
1989	51 (51)	100 (94.2—100.0)	1	125	29.6
1990	50 (41)	82.0 (70.0—91.5)	1	20	4.1
1991	53 (47)	88.8 (85.0—98.0)	1	31	3.5
1992	20 (5)	25.0 (8.7—46.2)	1	3	0.55
1993	73 (47)	64.4 (51.3—73.4)	1	24	4.23
1994	10 (3)	30.0 (6.8—61.0)	1	4	0.6
1995	31 (17)	55.0 (37.0—72.0)	1	14	2.5
1996					
1997	7 (6)	85.0 (29.1—87.0)	1	4	1.5
1998	20 (15)	75.0 (53.8—91.3)	1	10	2.9
1999	10 (8)	80.0 (50.6—97.8)	1	12	3.7
2000	13 (7)	53.8 (27.0—79.5)	1	4	1.2
2001	25 (20)	80.0 (62.1—93.2)	1	6	2.08
2002	16 (11)	75.0 (44.2—88.7)	1	15	3.18
2003	41 (29)	70.7 (55.7—83.7)	1	12	1.59
2004	45 (30)	66.7 (52.1—79.8)	1	7	1.27
2005	30 (18)	60.0 (41.8—76.8)	1	4	1.1
2006	20 (12)	60.0 (37.8—80.2)	1	5	1.1

Таблица 2 (продолжение)

Годы	оз. Печозеро (р. Печа)				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1984	68 (7)	10.4 (4.0—18.2)	1	2	0.12
1985	23 (1)	4.3 (0.0—16.5)	1	1	0.04
1986	47 (5)	10.6 (3.4—21.2)	1	1	0.1
1987	47 (100)	21.2 (10.7—34.3)	1	4	0.3
1988	49 (8)	16.3 (7.3—28.1)	1	3	0.2
1989	40 (11)	27.5 (14.7—42.5)	1	7	0.6
1990	39 (4)	10.3 (2.7—21.8)	1	2	0.13
1991	41 (9)	21.9 (10.6—36.0)	1	1	0.2
1992	32 (2)	6.25 (0.6—17.3)	1	2	0.1

Таблица 2 (продолжение)

Годы	оз. Печозеро (р. Печа)				
	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1993	43 (8)	18.6 (8.4—31.7)	1	4	0.3
1994	50 (14)	28.0 (16.3—41.4)	1	7	0.52
1995	47 (5)	10.6 (3.4—21.2)	1	1	0.16
1996	26 (3)	11.5 (2.2—26.7)	1	1	0.11
1997	27 (1)	3.7 (0.0—14.2)	1	1	0.03
1998	47 (2)	4.2 (0.4—12.0)	1	1	0.04
1999	46 (4)	8.7 (2.3—18.7)	1	4	0.08
2000	18 (1)	5.5 (0.0—20.8)	1	1	0.05
2001	50 (1)	2.0 (0.0—7.8)	1	1	0.02
2002	24 (0)	0.0 (0.0—11.7)	0	0	0
2003	41 (1)	2.44 (0.0—9.5)	1	1	0.02
2004	29 (2)	6.9 (0.6—19.0)	1	1	0.07
2005	22 (0)	0.0 (0.0—12.7)	0	0	0
2006	15 (1)	6.6 (0.0—24.6)	1	1	0.1

том затоплению оз. Солозеро, входящего в систему ВТВ, показали полное отсутствие *T. crassus*.

Что касается зараженности дефинитивного хозяина — щуки цестодой *T. crassus*, то в ВТВ она также сохраняется на высоком уровне (табл. 2). Однако, как видно из таблицы, в некоторые годы отмечается низкая численность *T. crassus* (индекс обилия менее 3). Такая картина обычно наблюдается в периоды сбора материала во время нереста щуки, когда происходит отторжение значительной части половозрелых червей. Тем не менее зараженность щуки *T. crassus* в ВТВ на несколько порядков выше, чем в оз. Печозеро (табл. 2).

Выше говорилось об отсутствии в ВТВ и, напротив, о наличии в Печозере паразитов рыб, промежуточными хозяевами которых служат амфиподы. Среди паразитов этой группы к наиболее чаще встречающимся в бассейне Туломы относится нематода *Cystidicola farionis*. Изучение зараженности сига этим паразитом дало абсолютно противоположные результаты в оз. Печозеро и ВТВ. В водохранилище на протяжении 23 лет у 1629 экз. исследованных рыб ни разу не был встречен *C. farionis*, тогда как у сига в Печозере этот паразит ежегодно отмечался с относительно высокими показателями инвазии (табл. 3).

В заключение следует отметить, что разрушение исходных биоценозов в экосистеме ВТВ обусловило глубокие сукцессионные процессы. В результате депрессии оксифильной амфиподной группы бентоса и выпадения ее из биоценоза водохранилища произошло резкое изменение эколого-трофических связей у рыб. Отсутствие в водоеме амфипод вынудило сига перейти на питание в основном зоопланктоном, взрослыми насекомыми и их личинками. В результате сиг приблизился к местам обитания хищника — щуки, став одним из компонентов в ее рационе. Замещение трофи-

Таблица 3

Зараженность сига *Cystidicola farionis* в оз. Печозеро по годамTable 3. Infestation on white-fish with *Cystidicola farionis* in the Pechozero Lake in different years

Годы	Вскрыто (заражено) рыб	Экстенсивность, %	Интенсивность		Индекс обилия
			мин.	макс.	
1984	121 (52)	43.0 (34.4—52.4)	1	74	3.3
1985	42 (27)	64.3 (49.1—78.2)	1	13	2.6
1986	53 (31)	58.5 (42.9—69.3)	1	36	4.5
1987	79 (55)	69.5 (58.0—78.6)	1	84	5.4
1988	64 (46)	71.9 (59.0—81.3)	1	110	6.5
1989	106 (48)	45.3 (34.4—53.2)	1	23	1.8
1990	77 (21)	27.2 (18.3—38.9)	1	46	1.3
1991	80 (29)	36.2 (25.9—47.3)	1	33	1.9
1992	63 (21)	33.3 (21.4—44.3)	1	32	1.2
1993	97 (20)	20.6 (12.7—28.5)	1	24	0.84
1994	67 (14)	21 (12.3—32.0)	1	11	0.8
1995	99 (19)	19.2 (11.8—27.4)	1	7	0.5
1996	87 (19)	22.0 (14.0—32.0)	1	8	0.5
1997	72 (19)	26.4 (17.3—38.3)	1	12	0.82
1998	66 (19)	28.8 (18.7—41.0)	1	12	0.57
1999	88 (30)	34.0 (23.8—43.6)	1	9	0.98
2000	42 (13)	30.0 (17.8—45.9)	1	6	0.8
2001	87 (23)	26.4 (18.0—37.2)	1	8	0.6
2002	60 (17)	28.3 (17.5—40.6)	1	8	0.72
2003	50 (12)	24.0 (13.1—37.0)	1	18	0.88
2004	50 (17)	34.0 (21.4—47.9)	1	11	0.9
2005	43 (13)	30.2 (17.4—44.9)	1	9	0.84
2006	36 (13)	36.1 (21.2—52.6)	1	8	1.5

ческих звеньев у этих рыб привело к перестройке связанных с ними паразитарных систем. С одной стороны, в биоценозе водохранилища произошла полная утрата паразитов, промежуточными хозяевами которых служили бокоплавцы. С другой стороны, создавшаяся тесная экологическая связь между копеподной группой зоопланктона, сигом и щукой, обусловила резкое увеличение численности *T. crassus* и формирование очага триэнофороза. Спустя 40 лет с момента зарегулирования озерно-речной системы бассейна Туломы признаков восстановления эколого-паразитологического равновесия в водохранилище не наблюдается. Этот факт является одним из примеров, свидетельствующим об уязвимости экологических систем Заполярья.

### Список литературы

- Бреев К. А. 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Методы паразитологических исследований. Вып. 6. Л.: Наука. 6 : 70 с.
- Быховская-Павловская И. Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 120 с.
- Мельянцев Е. Б. 1985. Донная фауна Верхнетуломского водохранилища. В кн.: Рыбохозяйственные исследования Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. Мурманск. 27—31.
- Митенев В. К. 1993. Ленточные черви (Cestoda Rudolphi, 1808) рыб Кольской Субарктики. В кн.: Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск. 83—97.
- Митенев В. К. 2002. Эколого-географический обзор фауны цестод (Cestoda Rudolphi, 1808) рыб Кольского Севера. В кн.: Проблемы цестодологии. 2. СПб. 62—179.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. 1976. Особенности паразитофауны рыб в водохранилищах бассейна р. Тулома. В кн.: Отчетная сессия ПИНРО по итогам работы в девятой пятилетке: Тез. докл. Мурманск. 36—38.
- Митенев В. К., Шульман Б. С. 1991. О причинах формирования интенсивного очага триэнофороза в Верхнетуломском водохранилище. Паразитология. 25 (3): 265—269.
- Ройтман В. А., Лобанов А. Л. 1985. Метод оценки численности гемопопуляции паразитов в популяции хозяина. В кн.: Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. М.: Наука. 102—123.
- Уланенков В. С. 1985. О гидрологии и гидрохимии Верхнетуломского и Серебрянского водохранилищ Мурманской области. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 3—10.
- Шульман Б. С. 1979. Особенности паразитофауны рыб Верхнетуломского водохранилища (Кольский полуостров). В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск. 29—33.

### AN EXAMPLE OF ANTHROPOGENEOUS SUCCESSION IN THE ECOSYSTEM OF THE VERKHNETULOMSKY WATER RESERVOIR (THE TULOMA RIVER BASIN, THE KOLA REGION)

V. K. Mitenev, B. S. Shulman, A. B. Karasev, S. V. Ponomarev

*Key words:* Amphipoda, trophic successions, parasitic system, *Triaenophorus crassus*, triaenophorosis.

### SUMMARY

The destruction of initial biocenoses in the ecosystem of the Verkhnetulomsky Water Reservoir caused deep succession processes. As a result of the loss of the amphipod group in the benthos, replacement of the trophic links in fishes took place in the biocenosis of the reservoir. Benthos feeders changed over to the feeding on zooplankton and, as a result, became the constituent of the predators' diet. The structure of parasitic systems has changed. The parasites using amphipods as intermediate hosts have been and, on the contrary, the abundance of parasites infesting fishes through feeding of the latter on zooplankton has increased. Among the parasites, *Triaenophorus crassus* Forel became the cause of the appearance of stable triaenophorosis focus.